37

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 15. Dezember 1969 Nr. 211

Der Flügel von *Sphaeraspis* (Coccina), prinzipiell identisch mit Aphidina-Flügeln

Phylogenetische Studien an Hemiptera V: Synapomorphe Flügelmerkmale bei Aphidina und Coccina

Von Dieter Schlee, Ludwigsburg

Mit 3 Abbildungen

Inhalt

A Einleitung 1
B Flügelmorphologie bei *Sphaeraspis* (Coccina) 2
C Flügelmorphologie bei Aphidina 4
D Synapomorphien des Flügels bei Coccina (repräsentiert durch *Sphaeraspis*) und Aphidina 5
E Vergleich mit den anderen Sternorrhyncha 7
F Ist der Flügel von *Sphaeraspis* repräsentativ für die primäre Flügelstruktur der Coccina? 8
I. Bedeutung der Flügelgröße 8
II. Bedeutung der Familienzugehörigkeit von *Sphaeraspis* 8
G Diskussion einiger Fossilien 9
Zusammenfassung 9
Summary 10
Literatur 10

A Einleitung

Die Flügeladerung der männlichen Schildläuse (Coccina) gilt als sehr stark reduziert, und auch in zusammenfassenden Darstellungen wird allgemein nur von einer gegabelten, als Radius und Media gedeuteten Ader gesprochen (Pesson 1951: 1265 in Grassé). Während dies für manche Teilgruppen, z. B. für Diaspidae (welche als die höchstentwickelten Coccina gelten) allgemein zutrifft (Schmutterer 1959), finden sich Abbildungen anderer Coccina, in welche bis zu 4 Adern eingezeichnet sind (z. B. Börner 1910, Fig. 7a; Heslop-Harrison 1955, Fig. 7a). Die Deutung dieser Adern ist unterschiedlich: Die erste Ader gilt stets als Radius (r, R, R_1), die zweite wurde als Media (m; Börner l. c.) oder als Radialsektor (Rs; Heslop-Harrison l. c.) benannt, die dritte als Cubitus (Cu) bzw. Media (M), die vierte als Analis (a) bzw. als Cubitus (CuA, Cu1).

SMITHSONIAN DEC 22 1970

Durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. J. G. THERON, Stellenbosch, Südafrika, erhielt ich zwei Männchen von *Sphaeraspis prieskaensis* Jakubski zur Untersuchung. Am Vorderflügel der großen Tiere ließ sich durch Schrägbeleuchtung erkennen, daß insgesamt 7 Adern nachweisbar sind, daß ein echtes plastisch-dickes „Pterostigma" vorkommt und daß eine Homologisierung der Flügeladerung der Coccina mit dem Geäder der Aphidina möglich ist. Daraus ergeben sich einige Synapomorphien, welche ebenso wie die schon früher (THERON 1958, SCHLEE 1969b) nachgewiesenen synapomorphen Merkmale für eine enge Verwandtschaft der beiden Gruppen (d. h. die Monophylie der Gesamtgruppe Aphidiformes) sprechen.

B Flügelmorphologie bei Sphaeraspis (Coccina)

Der Flügel von *Sphaeraspis* hat die für die Coccina beträchtliche Länge von 4,2 mm.

Der proximale Flügelvorderrand ist verstärkt und wird von der Costa gebildet, die im „Pterostigma" endet (cf. Abb. 1).

Parallel zur Costa zieht, ein schmales rechteckiges Flügelfeld einschließend, die „Stammader" zum Pterostigma. Diese Stammader ist in ihrem basalen Teil als Sc + R + M + Cu zu bezeichnen. Sie wird von zwei parallel verlaufenden Adern gebildet, die zwei Tracheen zwischen sich einschließen. Zwischen den beiden Adern wölbt sich die Flügeloberfläche sehr stark nach dorsal (konvex). An der Flügelwurzel ist die vordere Ader über ein hakig gekrümmtes Basalstück mit der Oralspitze des 1. Axillarsklerits verbunden, entsprechend SNODGRASS' (1935: 218) Definition der Subcosta. Die hintere Ader entspringt am 2. Axillarsklerit, wie üblich für den Radius. Die beiden Tracheen treten, aus dem Thorax kommend, zwischen den Axillarskleriten 1 und 2 und dem Subalare (bezüglich des Subalare, siehe SNODGRASS 1935: 184: fig. 129; THERON 1958, fig. 3) zwischen die beiden Wurzeln der Stammader ein. (Die Lagebeziehungen und die Struktur der Sklerite der Flügelwurzel sowie die Lage der Tracheen sind nur nach vorsichtiger Mazeration in KOH erkennbar).

Die Axillarsklerite 1 und 2 und das Subalare überdecken sich. Ax 1 ist durch sein charakteristisch hakenförmiges Oralende gekennzeichnet (cf. SNODGRASS 1935: 218), Ax 2 ist eine dünne, breit dreieckige Platte. Das dreieckige Subalare liegt ventral und ist durch randliche Verstärkungen und eine Chitingrube ausgezeichnet. Das T-förmige Axillare 3 wird nicht überdeckt. Es grenzt an die ersten Axillarsklerite, den verstärkten Flügelrand (der zum Flügelkopplungsmechanismus umgestaltet ist) und an einen weiteren Sklerit, der als m („medial plate" nach SNODGRASS 1935, bzw. „additional sclerite" nach THERON 1958, fig. 3) bezeichnet wird. Am Ax 3 sieht man Muskeln ansetzen, die zu einer inneren Längsleiste des „pleural wing process" ziehen. Auch am Subalare und Ax 2 inserieren Muskeln.

Costa und Radius umgrenzen distal das „Pterostigma". Diese Bezeichnung wird nur als beschreibende Bezeichnung für eine lokale Verstärkung des Flügelvorderrandes gebraucht; eine Homologie mit dem „Pterostigma" anderer Gruppen, wie Odonata, Hymenoptera oder Diptera soll hiermit nicht behauptet werden. Das Pterostigma bei *Sphaeraspis* ist ein plastisches Gebilde. Sein Außenrand wird durch große, gerundet rechteckige Zellen von ca. 20—40 μ Durchmesser umgrenzt. Der leicht aufgeblasene Mittelbereich ist von gelbbrauner rundlicher Körnung (ca. 10—15 μ Durchmesser, 10—20 μ Abstand) erfüllt. Im übrigen Flügel befinden sich

zwischen der dorsalen und ventralen Flügelmembran auch Einschlüsse, doch bilden sie hier ein sehr lockeres „parenchymatisches" Gewebe; die Körnchen sind nicht kompakt, sondern locker, fast netzartig; außerdem sind sie klein (8—12 μ Durchmesser), fast farblos und haben großen Abstand voneinander (30—50 μ).

Die Oberfläche des Flügels weist eine geordnete Faltenstruktur auf. Diese ist bei Schrägbeleuchtung und Beobachtung im Präpariermikroskop (besonders gut im Doppelobjektiv-Mikroskop, das echtes räumliches Sehen ermöglicht) erkennbar. Durch die Anordnung der Falten wird ein oraldistaler Bereich zusammengeschlossen, der sich als Radialsektor deuten läßt: Die gegabelten und nach oral umgebogenen Falten gehen aus einem gemeinsamen Ansatzpunkt hervor. Es scheint sich um einen zweiästigen Rs zu handeln (cf. Aphidina).

Die als Media zu deutende Ader ist richtig als Ader ausgebildet. Sie beginnt ein Stück von der Stammader entfernt (cf. Aphidina), verläuft geradlinig in steilem Winkel zur Stammader und endet gegabelt. Die Ader ist tief in die Flügeloberfläche eingesenkt („konkav").

Die beiden übrigen „Adern" ziehen in steilem Winkel von der Stammader und etwa parallel zu M zum Flügelrand. Über diese beiden „Adern" (1 konvexe Ader, 1 Furche) läßt sich folgendes aussagen: Da die erste an der Stammader entspringt, die zweite an der „median plate", kann ausgeschlossen werden, daß die beiden Adern zum Anal- oder Jugalbereich gehören, d. h. „vannal veins" (A_2—A_n, Snodgrass) darstellen. Zur Auswahl bleiben die Cubitaladern, die l. Analader sowie die aderlose Clavusfalte. Nur die erste (die mehr distal gelegene) liegt auf einem Flügelberg, die zweite wird durch eine sehr tiefe scharfe Furche repräsentiert, an welcher der hinterste Flügelabschnitt gegen die übrige Flügelspreite nach dorsal gewinkelt ist. Diese Falte stellt die Clavusfurche dar, entlang der eventuell Cu2, die hintere Cubitalader, verläuft. Die erste, auf dem Flügelberg gelegene Ader ist demnach die l. Cubitalader. Diese ist im Grundplan gegabelt; hier ist nur der distale Ast (Cu1a) deutlich, ihr zweiter Ast kann nur durch die Krümmung der Cu1 und Faltenverteilung der Flügelspreite erahnt — aber hier nicht deutlich gesehen — werden.

Diese Deutung der Flügeladerung entspricht der bei Ross (1965: 79) gegebenen Definition: „Cu also articulates with the median axillary sclerite and has two main branches. Its basal portion and Cu2 are in a depression; but Cu1 runs along a ridge and is usually branched. Cubital furrow cf is a definite crease along which the wing folds. It is not a vein but is one of the most important landmarks for identifying the cubital and anal veins, which it separates."

Mit der Deutung dieser Adern ergibt sich, daß das große, hinter der Clavusfalte gelegene Flügelfeld den Clavus darstellt. Er ist sehr groß, während er bei Aphidina fast vollständig reduziert ist.

An der Flügelbasis liegt der Flügelkopplungs-Mechanismus. Er wird durch einen Vorsprung der Flügelmembran gebildet, der sich nach ventral umkrümmt. Er weist verstärkte Chitinisierung auf, die an Ax 3 bzw. der Medianplatte m beginnt. Es bleibt noch fraglich, ob diese Chitinbildung als Aderansatz (vannal veins) oder als funktionsbedingte lokale Sklerotisierung betrachtet werden muß. Der nach ventral umgebogene Flügelrand dient als Widerlager für die Hakenbildung des Hinterflügels. Der Hinterflügel ist, wie bei allen Coccina, bis auf eine winzige Flügelspreite reduziert; sie trägt am Vorderrand den Kopplungsmechanismus und auf der Fläche zahlreiche Sensillen.

Borsten und Sensillen finden sich auf der Stammader des Vorderflügels: ca. 40 Borsten, je etwa 40—60 μ lang, schwach gekrümmt und lang zugespitzt, stehen

in einer Reihe entlang dem Caudalrand der Stammader, von der Flügelwurzel bis zum Distalteil des Pterostigmas. Etwa 20 Sensillen, je ca. 10 μ Durchmesser finden sich in der Distalhälfte der Stammader bis zum Pterostigma-Distalbereich.

C Flügelmorphologie bei Aphidina

Das Prinzip der Flügeladerung ist bei allen Aphidina sehr einheitlich (cf. Abb. 2, 3): Der Flügelvorderrand (Costa, C) ist gerade gestreckt (sein basaler Abschnitt wölbt sich nicht vor, im Gegensatz zu Psyllina und Aleyrodina etc.). Eine vereinigte Stammader verläuft parallel zu C in geringem Abstand zum Flügelvorderrand. Sie ist nicht einfach röhrenförmig, sondern weist einen umgekehrt U-förmigen Querschnitt auf, die Flügeloberfläche ist konvex gekrümmt. Die Stammader setzt sich in das Pterostigma fort. Dieses ist blasig aufgetrieben und mit körnigem Gewebe gefüllt. Vom Pterostigma aus zieht eine gerade oder nach vorn gekrümmte Ader, die allgemein als Radialsektor (Rs oder rr) bezeichnet wird, zur Flügelspitze (der Rs kann „abnormerweise gegabelt" sein — Börner 1910, fig. 6b). Die anderen Adern entspringen aus dem Bereich der Stammader, alle in etwa gleichem Winkel und ziehen zum Flügelhinterrand.

Die vorderste dieser Adern kann einästig (kleine Flügel!), oder in maximal 3 Äste (große Flügel!) gegabelt sein; sie wird von allen hier genannten Autoren einheitlich Media (M) genannt. Börner (1910: 22) betont, daß sie bei Aphidina ausschließlich als Konkavader auftritt, und bei vielen Formen (großen, kleinen, relativ „primitiven" und relativ „hochentwickelten") nicht in direkter Verbindung mit der Stammader steht.

Schon allein die fig. 8 bei Richards (1966) und die Abbildungen von Heie (1967) zeigen, daß dieses Fehlen des proximalen Mediabereiches in den verschiedensten Aphidina-Teilgruppen vorkommt: (der systematische Rang ist bei beiden Autoren nicht identisch) Thelaxidae (Mindarini, Hormaphidini), Callaphididae (Drepanosiphonini), Aphididae (Fordinae, Neophyllaphidinae, Lachninae, Greenideinae, Canadaphidinae, Palaeoaphidinae); nach Pesson (1951, fig. 1399 in Grassé) außerdem Pemphigidae, Phylloxeridae, Adelgidae, und nach Steffan (1968) sowie Heie (1967 sub *Antiquaphis*) auch Elektraphididae.

Die Zahl der M-Äste dürfte in Zusammenhang mit der Flügelgröße (Körperlänge) stehen: Die winzigen Vertreter, z. B. Adelgidae, Phylloxeridae, Elektraphididae (1,7 mm Flügellänge: Steffan 1968) weisen nur einen Ast auf, die großen Aphididae im allgemeinen drei Äste. Es müßte aber jeweils innerhalb einer Familie geprüft werden, ob eine echte Größenabhängigkeit als Parallelismus vorliegt oder ob die Einästigkeit als Synapomorphie der Phylloxeroidea aufgefaßt werden darf.

Proximal von M, d. h. der Flügelbasis genähert, entspringen bei den meisten Aphidina zwei dunkel gefärbte Adern aus der Stammader. Sie laufen meist etwa parallel zueinander und münden caudal von M in den Flügelhinterrand. Nur in einzelnen Fällen sind sie basal vereinigt, so daß sie eine Gabel bilden. Die Bezeichnung für die beiden Adern variiert Cu 1 / Cu 2; CuA / CuP; Cu_{1a}/Cu_{1b}; Cu / A. Die ersten drei Bezeichnungen drücken die Ansicht aus, daß die beiden Adern zwei Äste des Cubitus darstellen; die letzte Ansicht nimmt einästigen Cubitus und I. Analader an.

Da die beiden Adern konvex sind, kann keine davon Cu 2 bzw. CuP oder A darstellen. Es handelt sich um die beiden Äste des Cu 1 (Cu 1 a, Cu 1 b). Dies wird auch durch die weiter proximale Lage der konkaven Clavusfurche bestätigt.

Unmittelbar neben der Clavusfurche verläuft eine konkave Ader, die wohl Cu 2 repräsentiert. Der Clavus selbst ist fast vollständig reduziert; es ist nur eine kleine Fläche erhalten, die nach ventral umgeklappt ist und als Flügelkoppelungsmechanismus mit dem Hinterflügel dient.

Bei einigen Aphidina sind nahe der Flügelbasis einige weitere, besonders kurze, aus der Stammader entspringende „Adern" festgestellt worden. Sie wurden von PATCH (1909) als 2. bzw. 3. Analader gedeutet. Nach BÖRNER (1910) muß es sich aber um sekundäre Strukturen handeln, da diese 2., 3., etc. Analadern vom 3. Axillarsklerit entspringen müßten, was nicht der Fall ist.

Borsten und Sensillen kommen auch bei Aphidina im Bereich der Stammader und des Pterostigmas vor. Bau und Größe sind mit den bei Sphaeraspis beschriebenen identisch, Zahl und Anordnung variieren.

D Synapomorphien des Flügels bei Coccina (repräsentiert durch *Sphaeraspis*) und Aphidina

Nimmt man an, daß der Flügel vom Typ *Sphaeraspis* einen ursprünglichen Zustand des Coccina-Geäders repräsentiert (s. Abschnitt F), so ergeben sich folgende Konsequenzen: Die Flügelelemente sind bei Aphidina und Coccina homologisierbar und die folgenden Merkmale stellen Synapomorphien der beiden Gruppen dar (cf. Abschnitt E).

1. Gerade Stammader und deren Struktur: Bei Aphidina und Coccina bilden Sc, R, M und Cu eine gemeinsame gerade gestreckte Ader, die sich in das Pterostigma fortsetzt. Diese Stammader stellt nicht eine Röhre mit kreisrundem Querschnitt dar, sondern eine umgekehrt U-förmige Struktur, d. h. eine deutlich konvexe verstärkte Flügelfalte.

2. „Plastisches" (räumliches, dickes) Pterostigma und dessen Struktur: Das Pterostigma der Aphidina und Coccina weist eine charakteristische Form auf, und die Flügelmembran seiner Ober- und Unterseite ist durch ein Füllgewebe voneinander getrennt, so daß das Pterostigma blasig aufgetrieben erscheint.

3. Schräg und etwa parallel von der Stammader abzweigende Adern: Die basale Vereinigung der Adern Sc, R, M und Cu zu einer geradlinigen Stammader und die etwa in gleichem Winkel von der Stammader abzweigenden Adern M und Cu galten bisher als Besonderheit der Aphidina (deshalb wurden auch einige Fossilien direkt den Aphidina eingegliedert). Es wird hier aber die Auffassung dargelegt, daß dieser abgeleitete Bauplan auch den Coccina primär zukommt. Alle anderen Homoptera einschließlich praktisch aller Fossilien zeigen einen ursprünglicheren Verlauf der Adern.

4. Identische Lage von Rs: Nur bei Aphidina und Coccina entspringt der Rs im Bereich des Pterostigmas und hat die aus den Abbildungen ersichtliche Lage. (Bisher kennt man nur von *Sphaeraspis* und der chilenischen Margarodide (S. 8) die Lage des Rs; die von HESLOP-HARRISON 1955, fig. 7a als Rs bezeichnete Ader ist die M. Bezüglich der Lagebeziehung des Rs bei Aphidina cf. RICHARDS 1966, fig. 8).

5. Identische Abzweigungsstelle und Besonderheit der M: Die Media entspringt bei Aphidina und Coccina im Bereich des proximalen Pterostigma-Endes. In sehr vielen Fällen (s. S. 4) ist sie basal „wie abgebrochen", d. h. sie mündet nicht in die Stammader oder die Pterostigma-Basis, sondern endet ein Stück davon entfernt; das ist auch bei Coccina (*Sphaeraspis*) der Fall.

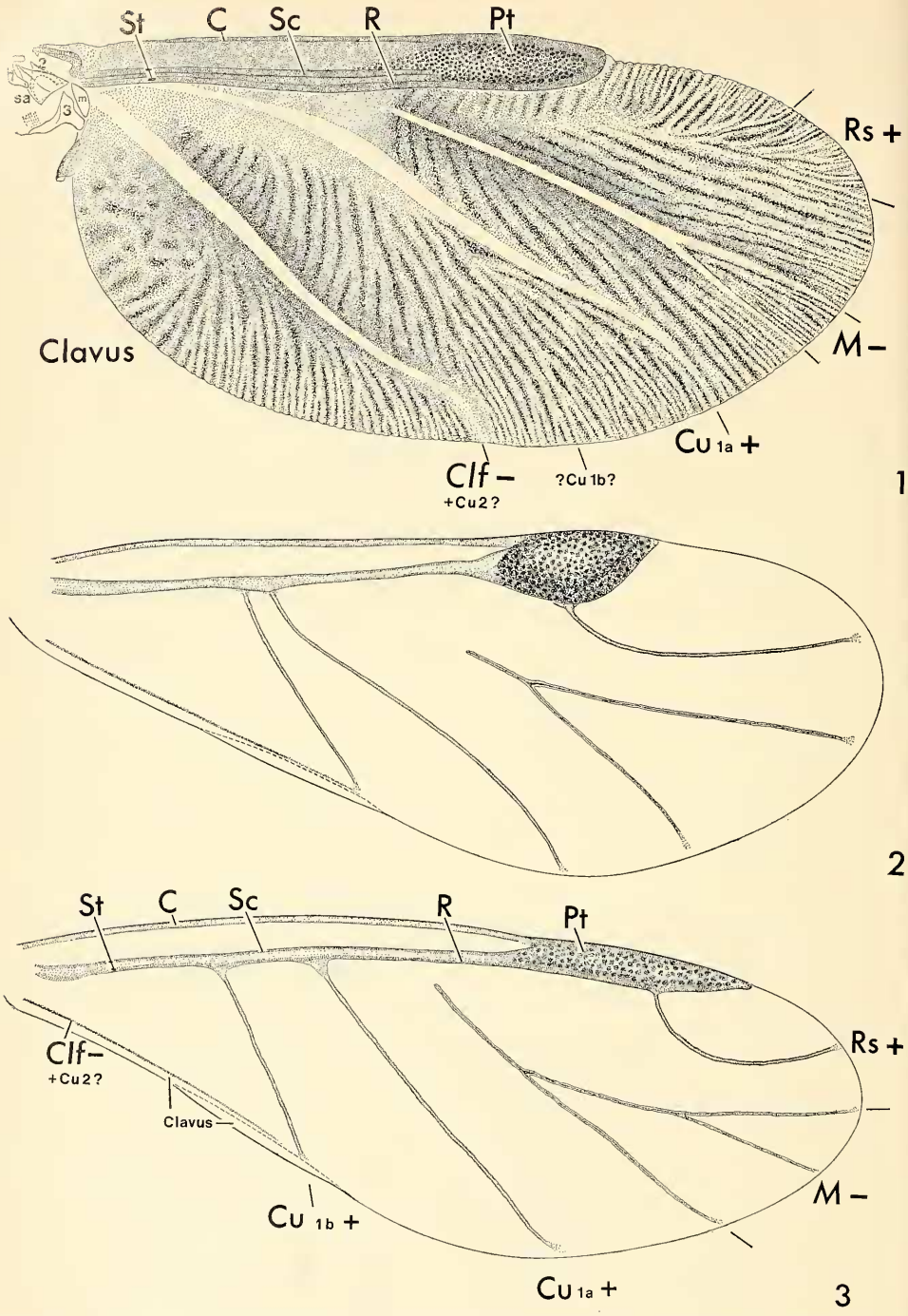

Abb. 1, 2, 3. Vergleich der Flügelstrukturen bei Coccina (*Sphaeraspis prieskaensis* Jak., Abb. 1) und Aphidina (Abb. 2, 3). — Statt „Rs +" lies: Rs —.
St = Stammader; Pt = Pterostigma; Clf = Clavusfurche; + konvex (Falte); — konkav (Furche); 1, 2, 3, sa, m = Axillarsklerite des Flügelgelenks.

6. Schmales parallelseitiges Costalfeld mit gerade gestreckten Längsseiten (Costa, Stammader): Diese Ausbildung ist wahrscheinlich eine Synapomorphie der Aphidina und Coccina, während die Costalfeldform der Psyllina und Aleyrodina als plesiomorph gelten kann (cf. S. 7).

E Vergleich mit den anderen Sternorrhyncha

Die nächsten Verwandten der Aphidina + Coccina sind die Psyllina + Aleyrodina (Schlee 1969 a, b). Es sollen hier noch Angaben über die Flügel von Psyllina und Aleyrodina folgen.

Die Stammader ist bei Psyllina und Aleyrodina nicht gerade gestreckt und nicht geradlinig in R bzw. den Pterostigma-Hinterrand fortgesetzt. Die Struktur der vereinigten Ader (R + M + Cu) ist einfach, ihr Querschnitt ist normal röhrenförmig.

Ein „Pterostigma" fehlt bei Aleyrodina stets vollständig, bei manchen Psyllina-Arten ist eine lokale Flügelrandverstärkung vorhanden. Dieses „Pterostigma" ist aber nicht plastisch, nicht von besonderer Körnung ausgefüllt, sondern stellt eine einfache gleichmäßig verstärkte Sklerotisierung der Flügelmembran dar, die an dieser Stelle ventral mit einem feinen gleichmäßigen Microtrichienbesatz versehen ist. Rs steht nicht in Beziehung zum „Pterostigma"-Bereich.

Die Media entspringt nicht an der Basis des „Pterostigmas" und zieht nicht in steilem Winkel von der Stammader zum Flügelhinterrand; die Basis von M ist immer deutlich ausgebildet.

Diese Merkmalsausbildungen werden als plesiomorph erachtet.

Weniger eindeutig ist die Beurteilung der Form des Costalfeldes: Entweder ist die bei Aphidina und Coccina vorliegende Ausbildung synapomorph und die bei Psyllina und Aleyrodina vorkommende symplesiomorph, oder umgekehrt. Beide Möglichkeiten widersprechen aber den mit anderen Merkmalen begründeten Vorstellungen von den Verwandtschaftsbeziehungen dieser 4 Gruppen nicht: sie bilden zwei Paar Schwestergruppen. Bei Aphidina und Coccina ist das Costalfeld schmal und parallelseitig, da sowohl der vordere Flügelrand mit der Costa als auch die Stammader (Sc + R + M + Cu) gerade gestreckt verlaufen.

Bei Psyllina und Aleyrodina ist die Costa im Basalbereich stark gebogen und die Stammader gegensätzlich gekrümmt, zwischen beiden ist ein etwa elliptisches Costalfeld eingeschlossen. Da diese letztgenannte Ausführung auch nicht nur innerhalb bestimmter Auchenorrhyncha-Teilgruppen (z. B. Cercopidae), sondern auch bei den meisten fossilen Homoptera (und anderen Gruppen) vorkommt, scheint es die plesiomorphe Ausbildung zu sein.

Demnach wäre die Ausbildung des Costalfelds bei Aphidina und Coccina als abgeleitet zu bezeichnen. Man kann sie als Synapomorphie betrachten: Innerhalb der Homoptera ist die bei Aphidina und Coccina vorliegende Ausbildung einmalig. Bei solchen Auchenorrhyncha, die parallele Costa und Stammader und schmales Costalfeld aufweisen, sind diese Adern gekrümmt, nicht gerade gestreckt wie bei Aphidina und Coccina.

Lediglich bei einigen Psocoptera kommt ein Costalfeld derselben Form wie bei Aphidina vor; dies kann aber als Ausnahme innerhalb der Psocoptera gelten, deren Flügeladerung sehr verschiedenartig ist (cf. Badonnel 1951, in Grassé fig. 1135,

1146, 1147, 1160). Die Übereinstimmung beruht auf Konvergenz, da bei den Psocoptera die Subcosta als selbständige Ader im basalen Flügelbereich vorhanden ist, während sie im Gegensatz dazu bei Aphidina mit der Stammader in voller Länge verschmolzen ist.

F Ist der Flügel von *Sphaeraspis* repräsentativ für die primäre Flügelstruktur der Coccina?

I. Bedeutung der Flügelgröße:

Von vielen Insektengruppen ist bekannt, daß die Flügel der kleinsten Vertreter prinzipiell von der Flügelstruktur der „normal großen" Arten derselben Gruppe abweichen, wenn das Minimum in der Größenordnung Millimeter liegt.

Diese Flügelumbildung (es sei an die Coleoptera: Ptiliidae, Hymenoptera: Chalcididae, Neuroptera: Coniopterygidae erinnert) zeigen sich im allgemeinen in der Reduktion der Aderzahl und in ihrer Anordnung, sowie in zusätzlichen Abänderungen, z. B. Fransenbildung (Borstenverlängerung) am Flügelhinterrand.

Sphaeraspis stellt einen sehr großen Vertreter der Coccina dar und es ist deshalb wahrscheinlich, daß keine bedeutenden Umbildungen der Flügelstruktur (als Verkleinerungseffekt) erfolgt sind. Daher dürften sich Merkmale erhalten haben, die den kleineren Arten verlorengegangen sind.

Es soll nicht behauptet werden, daß eine absolute Koppelung zwischen Flügelgröße und Aderzahl bestünde, sondern nur, daß nur in einem großen Flügel die Möglichkeit besteht, alle alten Strukturen nach wie vor unterzubringen. Anders ausgedrückt: die Beibehaltung der ursprünglichen Flügelgröße und Flugmechanik bedingt nicht eine Änderung der Flügelstruktur.

Der Vergleich mit einer nahezu gleich großen Coccide (Margarodidae aus Chile, leg. Noodt) zeigt, daß hier die Pterostigmaregion distal deutlich begrenzt (gegen die Flügelmembran abgesetzt) ist, die proximale Grenze aber schon undeutlich ist und etwa der *Dorthesia*-Abbildung bei Börner (1910, fig. 7a) entspricht. Bei etwa 2,5 mm langen Flügeln (die zum Teil noch 4 Längsadern erkennen lassen: Bekker-Migdisova 1962: 585, zum Teil aber nur 2: *Eulecanium*: Habib 1956) und bei den noch kleineren fehlt jede Andeutung von Pterostigma, da nur noch 2 Flügeladern vorhanden sind (Borchsenius 1957: *Ceroplastes* (2 mm), *Filippia* (1,8 mm), *Chloropulvinaria* (1,5 mm); alle Diaspidae um 1 mm (Schmutterer 1959: 1, 11)).

II. Bedeutung der Familienzugehörigkeit von *Sphaeraspis*

Sphaeraspis gehört zur Familie Margarodidae. Diese gilt allgemein als die „primitivste" Gruppe der Coccina.

Die Margarodidae weisen zahlreiche plesiomorphe Merkmale auf, wie vollständige Stigmenzahl an den Abdominalsegmenten, großflächige Skleritplatten (diese sind bei *Sphaeraspis* an Tergiten und Sterniten deutlich begrenzte, dunkel sklerotisierte Flächen), Vorkommen von Facettenaugen etc. Theron (1958: 58—59) gibt weitere 12 Merkmale an, die im Vergleich mit den anderen Coccina-Teilgruppen als „distinctly primitive" erachtet werden.

Wenn auch nicht angenommen werden kann, daß bei Margarodidae alle Merkmale ausschließlich in plesiomorpher Ausführung vorliegen, so sprechen doch die

„Vieladrigkeit" des Flügels, die Erkennbarkeit des Rs und der Gabelung der M sowie das Vorkommen von Borsten und Sensillen auf der Stammader dafür, daß im Flügel die plesiomorphen Grundzüge der Coccina erhalten blieben. Deshalb kann auch angenommen werden, daß die Ausbildung des Pterostigma wie die Art der Aderabzweigung von der Stammader zum Grundplan der Coccina gehört.

G Diskussion einiger Fossilien

Unter den Homoptera-Fossilien sind nur zwei Formen bekannt, die eine gerade Stammader mit davon parallel abzweigenden Adern (und wahrscheinlich auch ein Pterostigma) aufweisen: *Kaltanaphis* (Bekker-Migdisova 1959; aus dem Unterperm) und *Permaphidopsis* (Bekker-Migdisova 1960; aus dem Oberperm) (cf. Bekker-Migdisova & Eisenberg in Rodendorf 1962, fig. 564, 566).

Beide Fossilien haben eine Flügellänge von etwa 5—6 mm (l. c. Text S. 195, 196 — die Vergrößerungsmaßstäbe unter den Abbildungen sind wohl unzutreffend).

Da hier gezeigt wurde, daß dieser Flügelbau nicht nur den Aphidina, sondern auch den Coccina ursprünglich zukommt, und auch mit anderen Merkmalen (Schlee 1969 b) der Nachweis der Monophylie der Aphidiformes (d. h. der Gesamtgruppe Aphidina + Coccina) erbracht ist, kann daraus geschlossen werden:

1. Die Flügelgröße von Aphidina und von Coccina war schon zur Zeit der Entstehung dieser Gruppen gering (etwa 1/2 cm); die plesiomorph ausgebildeten Imagines der beiden Gruppen (nämlich die Aphididae bzw. die Margarodidae) haben etwa die ursprüngliche Größe beibehalten, die abgeleiteten haben ihre Flügelgröße parallel verringert (Adelgidae, Phylloxeridae, Elektraphididae bzw. Lecaniidae, Diaspidae), der Minimalwert liegt jeweils bei 1 mm.
2. *Kaltanaphis* und *Permaphidopsis* können mit gleichem Recht als Coccina angesehen werden wie als Aphidina (Bekker-Migdisova stellt sie zu den Aphidina; diese Ansicht ist bis jetzt allgemein angenommen worden). Als dritte gleichberechtigte Möglichkeit muß die Zuordnung dieser Fossilien zur Stammgruppe der Aphidiformes in Betracht gezogen werden, d. h. die beiden Fossilien sind möglicherweise weder Aphidina noch Coccina.

Eine Entscheidung, welche der drei genannten Möglichkeiten der Wirklichkeit entspricht, ist mit Hilfe des Flügels alleine unmöglich. Man sollte sich jedoch darüber im klaren sein, daß die Zuordnung der beiden Fossilien als Familie (Permaphidopseidae) der Aphidina nur typologisch gerechtfertigt ist und daher auch nichts über das Alter einer monophyletischen Gruppe „Aphidina" aussagen kann.

Zusammenfassung

1. Es wird die Auffassung vertreten, daß der Flügel von *Sphaeraspis* den ursprünglichen Flügeltyp der Coccina repräsentiert. *Sphaeraspis* gehört zur Familie Margarodidae, die bisher ausschließlich durch ursprüngliche Coccina-Merkmale definiert ist und weist eine für Coccina beträchtliche Flügellänge von über 4 mm auf, so daß die als Verkleinerungseffekt in vielen Gruppen bekannten Umbildungen und Reduktionen fehlen dürften.
2. Die Flügel von Coccina und Aphidina stimmen in zahlreichen Merkmalen überein, die als abgeleitet (synapomorph) gelten müssen: Gerade Stammader, die sich

geradlinig in den Pterostigmahinterrand fortsetzt; identische Lage des Rs; etwa parallel von der Stammader abzweigende Adern M und Cu; identische Lage und Besonderheit der Media; Feinstrukturen der Stammader und des Pterostigmas; Costalfeldform.

3. Damit wird die früher mit anderen Merkmalen erwiesene Monophylie der Aphidiformes (Aphidina + Coccina) mit Flügel-Synapomorphien gestützt.
4. Die Deutung der permischen Fossilien *Kaltanaphis* und *Permaphidopsis* als Aphidina muß als fraglich angesehen werden, da mit Hilfe der allein bekannten Flügel die Entscheidung, ob sie zu den Aphidina, den Coccina oder in die Stammgruppe der Aphidiformes gehören, schlechterdings unmöglich ist.
5. Die genaue Untersuchung der Flügelmorphologie möglichst großer Coccina-Flügel (über 5 mm Länge) ist sehr wünschenswert.

Summary

1. The venation of *Sphaeraspis* represents the primitive wingtype of the Coccina. *Sphaeraspis* belongs to the family Margarodidae, which is (until now) defined exclusively by plesiomorphic features. Its wing length (more than 4 mm) is one of the largest in Coccina, the venation is not reduced as it is in the minute species.
2. The wing venation of (primitive) Coccina and Aphidina exhibits several corresponding features which are synapomorphies. These are: The straight stem vein which prolongates into the hind margin of the „pterostigma", the identical position of Rs, the parallel M and Cu, branching from the stem vein, the identical position and pecularity of the media, the microstructures of stem vein and „pterostigma", and the shape of the costal area.
3. These synapomorphic wing features confirm the monophyly of the Aphidiformes (Aphidina + Coccina), which was formerly proved by other characteristics (Schlee 1969 b).
4. The evaluation of the permian fossils *Kaltanaphis* and *Permaphidopsis* as true Aphidina is considered questionable, since the decision whether they belong to Aphidina or to Coccina or to the stem group of the Aphidiformes is impossible as long as exclusively wings are known.
5. The exact investigation of the wing morphology of large Coccina wings (more than 5 mm) is extremely desirable.

Literatur

Badonnel, A. (1951): Psocoptères, in: Grassé, Traité de Zoologie X (2), 1302—1340.

Bekker-Migdisova, E. E. (1959): Some representatives of the Sternorrhyncha from the Permian and Mesozoic of the USSR. — Materialy k. Osnovam Paleontol. 3, 104—116.

— (1960): New Permian Homoptera from the European USSR (Russ.). — Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk SSSR 76, 1—112.

Bekker-Migdisova, E. E. & Eisenberg (1962): Homoptera, in: Rodendorf, Osnovy Paleontologii.

BÖRNER, C. (1910): Die Flügeladerung der Aphidina und Psyllina. — Zool. Anz. 36, 17—24.
BORCHSENIUS, N. S. (1957): Coccoidea, in: Fauna SSSR, Nasekom'e chobotn'e IX, 1—493.
HABIB, A. (1956): The male *Eulecanium corni* Bouché (Hemiptera — Homoptera: Coccoidea — Coccidae). — Bull. Soc. ent. Egypte 40, 119—126.
HEIE, O. E. (1967): Studies on fossil aphids (Homoptera: Aphidoidea). — Spolia Zoologica musei Haunensis 26, 1—274.
HESLOP-HARRISON, G. (1955): The venation of the homopterous tegmen, Part II. The general character of the venation of the Homoptera. — Proc. Univ. Durham Phil. Soc. 12, 102—127.
PATCH, E. M. (1909): Homologies of the wing veins of the Aphididae, Psyllidae, Aleurodidae and Coccidae. — Ann. ent. Soc. Amer. 2, 101—129.
PESSON, P. (1951): Homoptères, in GRASSÉ, Traité de Zoologie 10, 1216—1462.
RICHARDS, W. R. (1966): Systematics of fossil Aphids from Canadian Amber (Homoptera: Aphididae). — Can. Ent. 98, 746—760.
ROSS, H. H. (1965): A textbook of entomology. 3. Aufl. New York, London, Sydney.
SCHLEE, D. (1969a): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale) in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha. Phylogenetische Studien an Hemiptera I. Psylliformes (Psyllina + Aleyrodina) als monophyletische Gruppe. — Z. Morph. Tiere 64, 95—138.
— (1969b): Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Sternorrhyncha aufgrund synapomorpher Merkmale. Phylogenetische Studien an Hemiptera II: Aphidiformes (Aphidina + Coccina) als monophyletische Gruppe. — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 199, 1—19.
SCHMUTTERER, H. (1959): Schildläuse oder Coccoidea I. Deckelschildläuse oder Diaspidae, in: DAHL, Die Tierwelt Deutschlands, 45. Teil, 1—260.
SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. — New York and London.
STEFFAN, A. W. (1968): Elektraphididae, Aphidinorum nova familia e sucino baltico (Insecta: Homoptera: Phylloxeroidea). — Zool. Jb. Syst. 95, 1—15.
THERON, J. (1958): Comparative studies in the morphology of male scale insects. — Ann. Univ. Stellenbosch 34 (A), 1—71.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Dieter Schlee, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.